

# Lokomotionsstudie und Funktionsanalyse der epaxonalen Muskulatur beim Nilkrokodil *Crocodylus niloticus* (Reptilia, Crocodylia)<sup>1</sup>

von

Christoph BORNHAUSER \* und Vincent ZISWILER \*

Mit 8 Abbildungen

## ABSTRACT

**Studies of the terrestrial locomotion and functional analyses of the epaxonic musculature of *Crocodylus niloticus* (Reptilia, Crocodylia).** — By means of filming techniques, the locomotion of *Crocodylus niloticus* on land was analysed. The diagrams show both symmetrical and asymmetrical progress. The first is a "slow, trot-like walk" (SUKHANOV 1974) and the second, quicker one is a "primitive, ricochet jump", (CAMPBARYAN 1974).

The movements of the spine depend on the type of motion. In the course of the slower gait, the thoracal-lumbar section of the spine is bent considerably sideways, thereby turning the pelvic and pectoral girdles in such a way that a lengthening of the pace is achieved. The second, quicker movement causes a vertical flexion of the thoracal-lumbar section especially in the ventral region.

The vertebral structure allows predominantly for lateral flexion of the thoracal-lumbar section but also permits vertical movement. The ligaments unite the individual vertebrae into a flexible column which gives the spine freedom of movement as well as stability. The epaxonic musculature of the thoracal-lumbar spinal section in Croco-

<sup>1</sup> Ausgeführt im Rahmen eines Forschungsprogramms des 2. Autors, das vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung unterstützt wird.

Vortrag gehalten an der Jahresversammlung der SZG in Bern, 11.-12. März 1983.

\* Zoologisches Museum der Universität, Winterthurerstr. 190, CH-8057 Zürich, Schweiz.

*dylus niloticus* is specially constructed to facilitate lateral flexion. It can be divided up into 3 distinct and separate groups of muscles: *Iliocostalis*, *Longissimus* and *Transversospinalis*. The 2 former allow a sideways curvature and the third a ventral flexion.

## EINLEITUNG

Die Eroberung des Festlandes war eine der entscheidendsten Etappen in der Evolution der Wirbeltiere. Sie führte zu komplexen Aenderungen im Körperbau. Wenn diese Umkonstruktionen auch nahezu alle Organsysteme betrafen, so ist doch die Umwandlung des Lokomotionsapparates von besonderer Bedeutung: In diesem Zusammenhang sind vorwiegend Studien über den Bau und die Funktion der Glied-

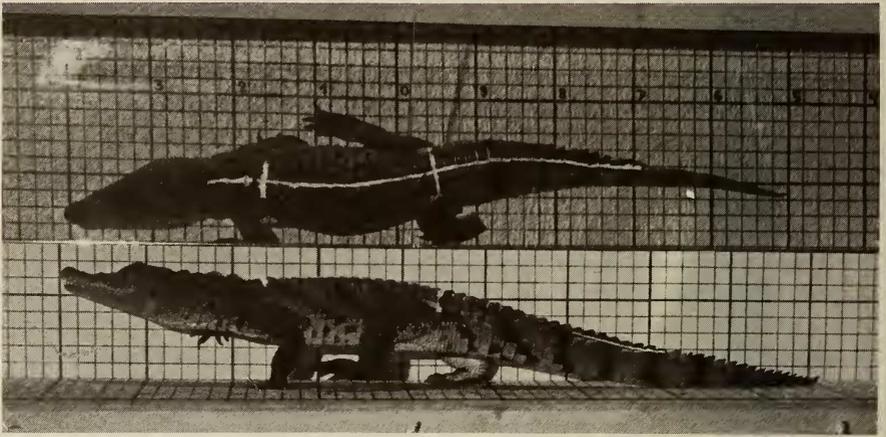


ABB. 1.

Laufkanal.

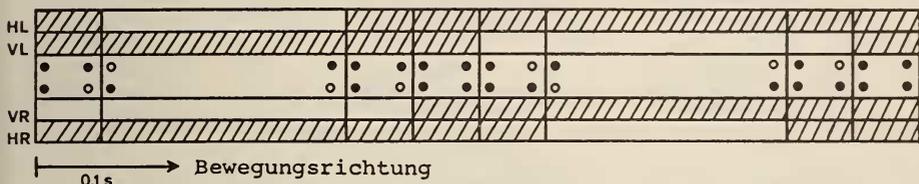
massen durchgeführt worden. Der Bedeutung des Axialskelettes und der epaxonalen Muskulatur, die bei den Fischen noch als Hauptlokomotor wirken, wurde dabei nur wenig Beachtung geschenkt. Aus diesem Grund bestehen über die Funktion dieses Strukturkomplexes bei Tetrapoden, unterschiedliche, z.T. gegensätzliche Meinungen. Ansätze zu einer Funktionsanalyse findet man in den Arbeiten von VALLOIS (1922), IHLE (1927), SLIPJER (1946), KUMMER (1959), GUIBE (1970) und GASC (1977), doch keine dieser Arbeiten ist komplex genug, um Aufschluss über die Axialbewegungen und die Aufgaben der epaxonalen Muskulatur geben zu können.

In der vorliegenden Arbeit, wurde deshalb in einem ersten Teil eine Analyse der terrestrischen Bewegungen an *Crocodylus niloticus* durchgeführt. Im Speziellen wurde dabei Bewegungen der Brust-Lendenwirbelsäule untersucht. Daraus und nach einer morphologischen Analyse des entsprechenden Wirbelsäuleabschnittes, konnten Rückschlüsse auf die Funktion der epaxonalen Muskulatur gezogen werden. Diese sind im beschränkten Rahmen, auch auf andere Wirbeltierklassen übertragbar.

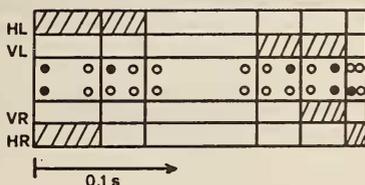
MATERIAL UND METHODE

Bei dem untersuchten Tier handelt es sich um ein in Gefangenschaft gehaltenes Weibchen, von *Crocodylus niloticus*. Die Körperlänge betrug von der Schnauze bis zur Schwanzspitze 90 cm. Die Filmaufnahmen entstanden, währenddem sich das Tier in einem Laufkanal fortbewegte, dessen Frontseite aus Glas und dessen Decke aus einem abgewinkelten Spiegel bestand (Abb. 1). Diese Konstruktion erlaubte ein gleichzeitiges Festhalten der Horizontal- und Vertikalbewegungen. Die Bilder wurden mit einer 16 mm Bolex-Kamera aufgenommen. Die Belichtungszeit betrug 1/400 sec. Als Film wurde ein hochempfindlicher Kodak RAR 2479 verwendet.

Die Sektion der Muskulatur wurde an einem 60 cm langen *Crocodylus niloticus* durchgeführt.



2a



2b

ABB. 2.

Schrittdiagramme.

a) langsamer trottartiger Schritt.

b) Stosssprung.

Legende zu 2a und 2b:

- HL = Hinterextremität links.
- HR = Hinterextremität rechts.
- VL = Vorderextremität links.
- VR = Vorderextremität rechts.
- Punkte = Extremität aufgesetzt.
- Kreise = Extremität abgehoben.
- Schraffierte Fläche = Verweildauer der entsprechenden Extremität auf dem Untergrund.

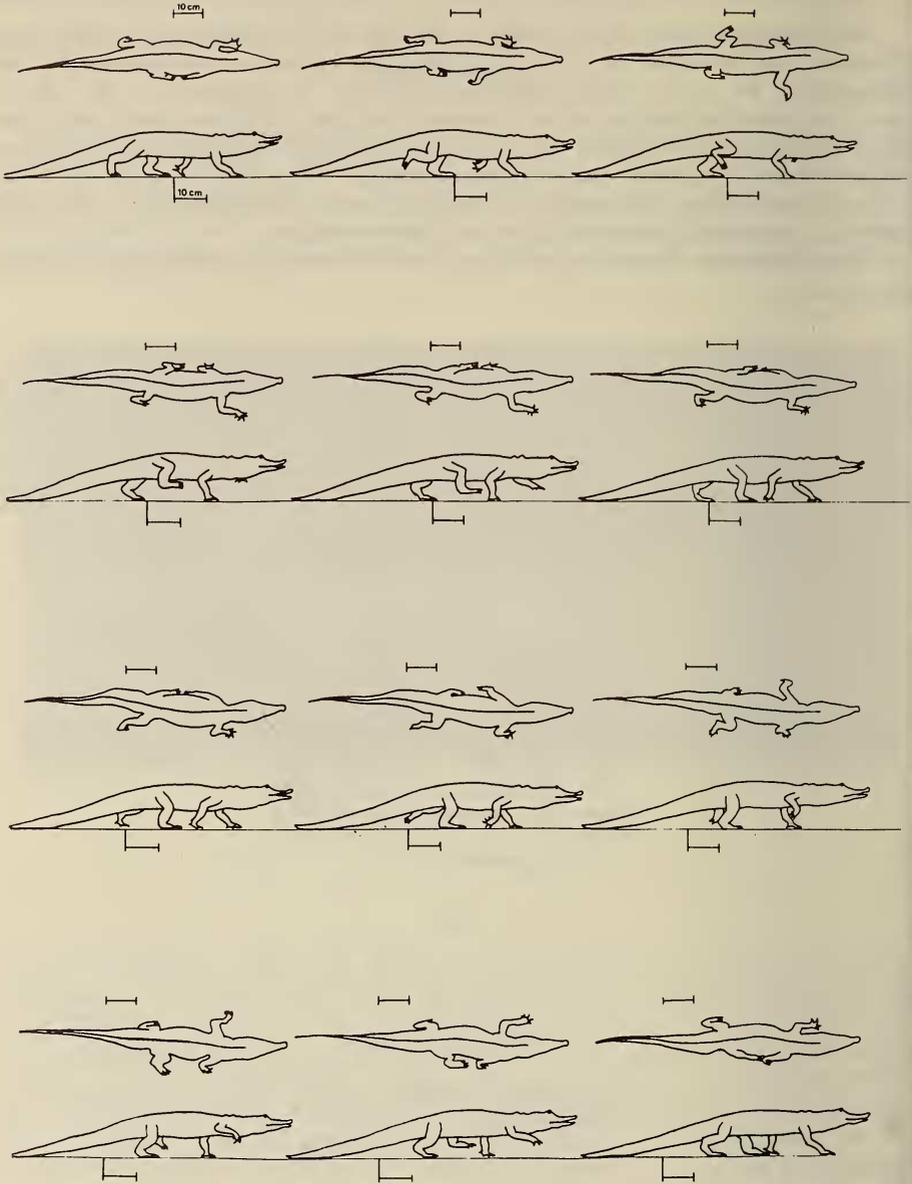


ABB. 3.

Trottartiger Schritt (21 Bilder/sec).

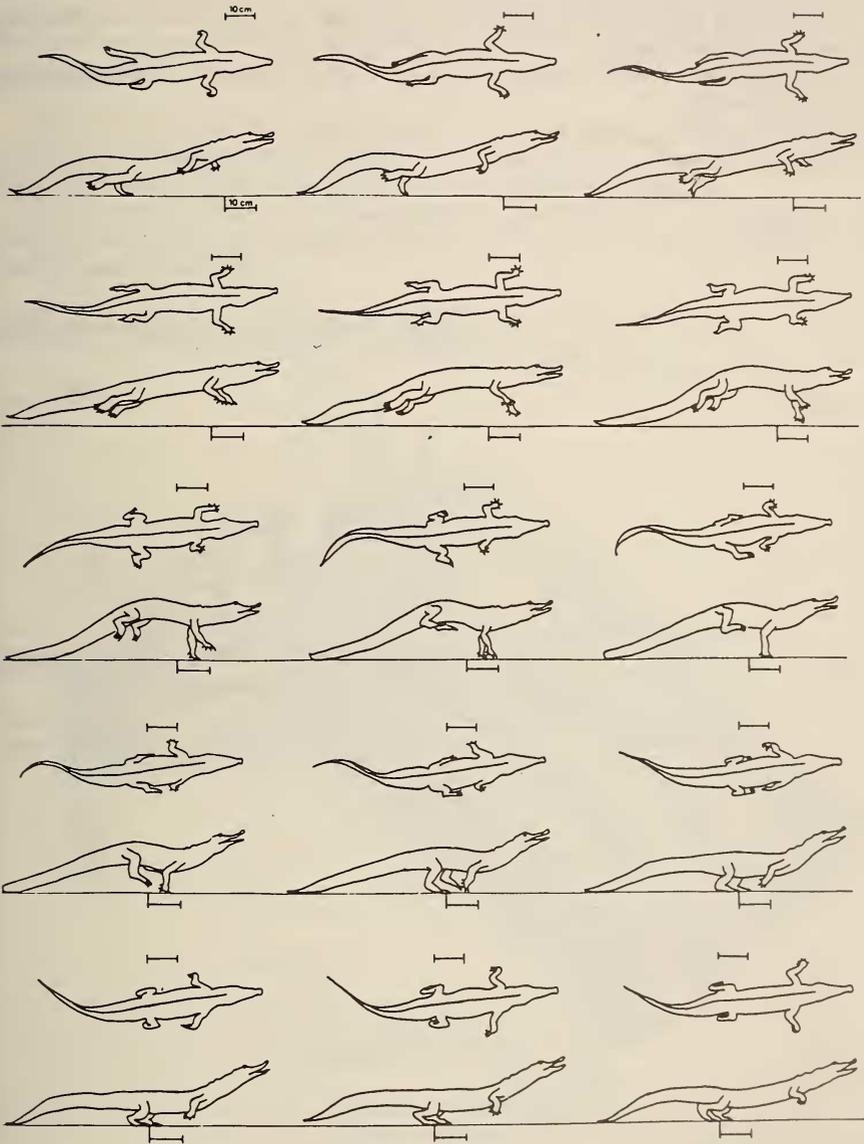


ABB. 4.

Stosssprung (64 Bilder/sec).

## ERGEBNISSE

## Gangarten

In der Regel bewegt sich das Krokodil in der Art und Weise wie auf Abb. 3 fort. Bei dieser normalen Gangart, die von COTT (1961) als "highwalk" und von ZUG (1974) als Trott bezeichnet wurde, handelt es sich um einen langsamen trottartigen Schritt (slow trotlike walk).

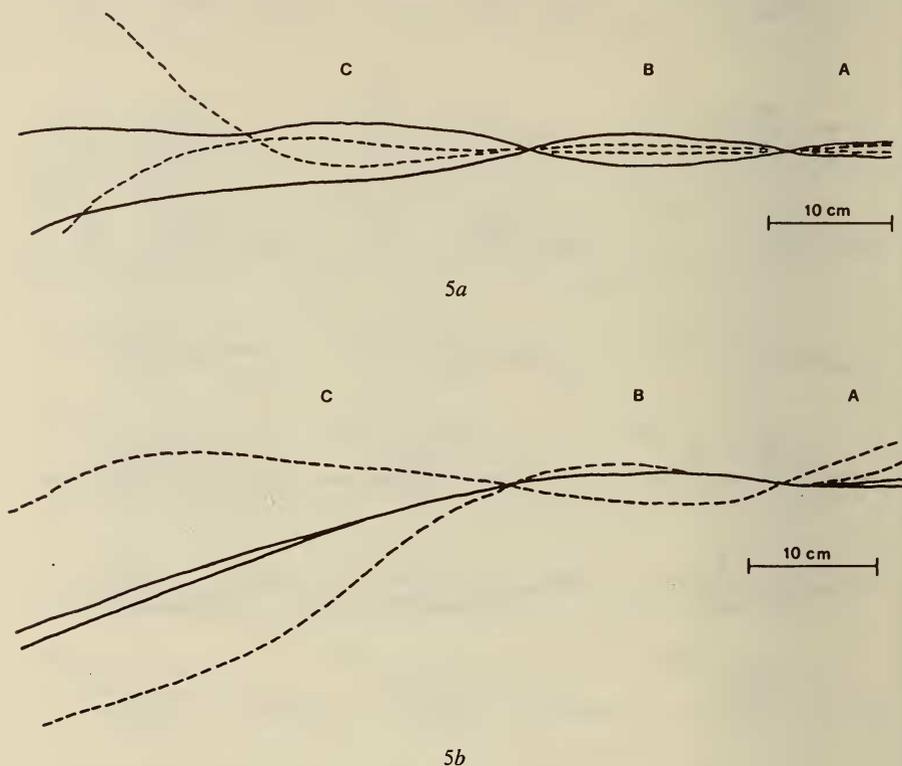


ABB. 5.

Bewegungen der Wirbelsäule.

- a) Horizontalbewegung.  
b) Vertikalbewegung.

Legende zu 5a und 5b:

- A = Halswirbelsäule.  
B = Brust-Lendenwirbelsäule.  
C = Schwanzwirbelsäule.

Maximaler Ausschlag der Wirbelsäule während des trottartigen Schrittes ————  
und des Stosssprunges - - - - - .

Wird das Krokodil erschreckt, beginnt es zu springen (Abb. 4). Die entsprechende Schrittfolge kann nicht, wie ZUG (1974) behauptet, als Galopp bezeichnet werden. Diese sonst nur bei Säugetieren bekannte Sprungart, wird von GAMBARYAN (1974) als "primitiv ricochet jump" definiert. Im weiteren Verlauf dieser Arbeit wird sie als Stossprung bezeichnet.

### Schrittdiagramme

Die Schrittfolgen des trotztartigen Schrittes zeigen nur geringe zeitliche Unterschiede, so dass das Schrittdiagramm auf Abb. 2a als charakteristisch angesehen werden darf. Diese Schrittfolge definiert SUKHANOV (1974) als symmetrisch-diagonal.

Die Schrittdiagramme des Stosssprunges zeigen deutlich mehr Variabilität. Im Wesentlichen entsprechen sie aber demjenigen auf Abb. 2b. Es handelt sich dabei um eine asymmetrische Schrittfolge.

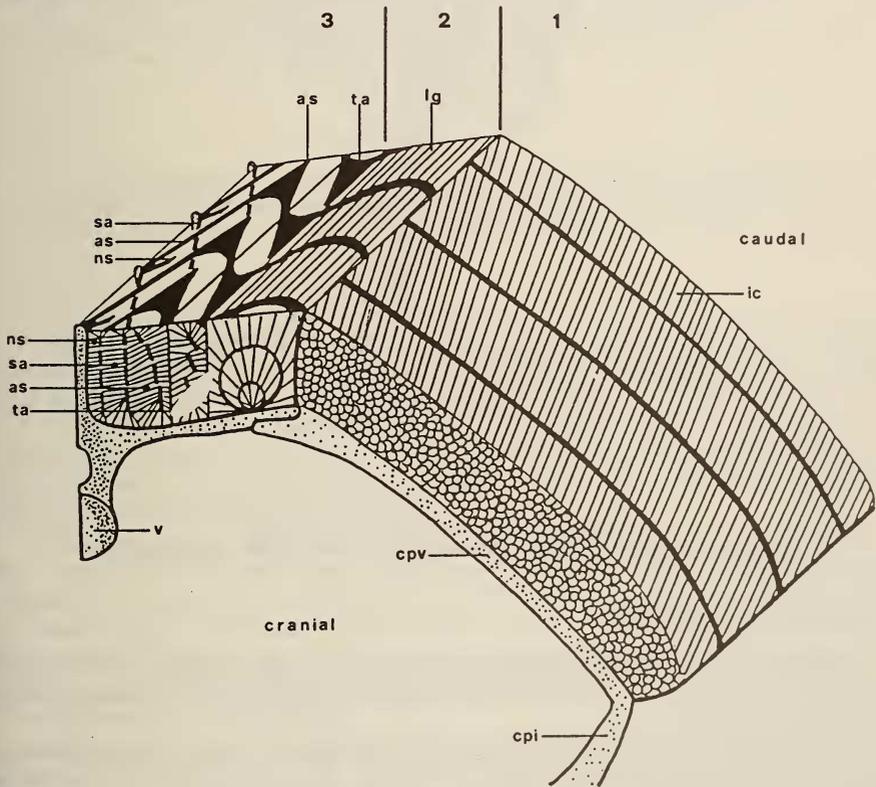


ABB. 6.

Transversalschnitt durch die epaxionische Muskulatur im Brustbereich von *Crocodylus niloticus*.  
 Legende: 1: Iliocostalis-System; 2: Longissimus-System; 3: Transversospinalis-System. as: M. articularis; cpi: Costa pars intercostalis; cpv: Costa pars vertebrocostalis; ic: M. iliocostalis; lg: M. longissimus; ns: M. neuro-spinalis; sa: M. spino-articularis; ta: M. tendino-articularis; v: Vertebra.

Der Stosssprung ist die bedeutend schnellere Fortbewegungsweise. Die Schrittlänge wird um ca. 60-70% erweitert und die Zeit für einen Schrittzyklus um ca.  $\frac{1}{3}$  verkürzt. Die Geschwindigkeit nahm von 1,6 km/h auf 7,5 km/h zu.

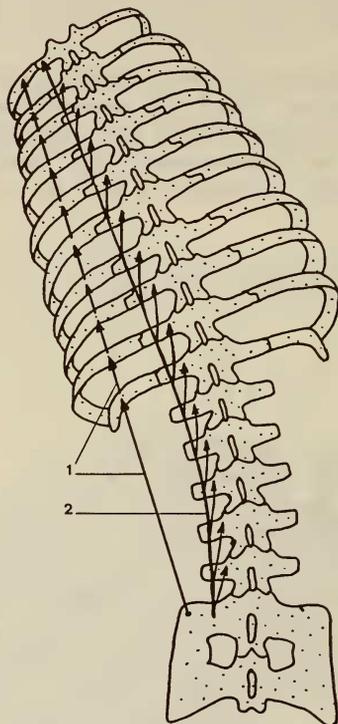


ABB. 7.

Schematisierte Darstellung der Zugrichtung des 1: M. iliocostalis, und 2: M. longissimus während der Lateralflexion.

### Bewegungen der Wirbelsäule

Während des trittartigen Schrittes wird die Brust-Lendenwirbelsäule stark seitlich ausgebogen. Im Verlauf des Stosssprunges hingegen, ist der seitliche Ausschlag wesentlich geringer (Abb. 5a).

Eine Vertikalbewegung der Wirbelsäule konnte während des trittartigen Schrittes nicht beobachtet werden. Im Verlauf des Stosssprunges hingegen, wird die Brust-Lendenwirbelsäule stark in vertikaler Richtung bewegt (Abb. 5b).

### Muskulatur

Die epaxonalische Muskulatur der Crocodylia lässt sich in drei längsverlaufende Gruppen oder Systeme aufteilen: Iliocostalis-, Longissimus- und Transversospinalis-System. Sie bedecken den dorsalen Teil der Wirbelsäule und der Rippen (Abb. 6).

## DISKUSSION

In der Regel bewegt sich *Crocodylus niloticus* in einem langsamen trottartigen Schritt fort. Dabei wird die Brust-Lendenwirbelsäule in der Horizontalen gekrümmt. Diese seitliche Biegung bewirkt ein Abdrehen des Becken und des Schultergürtels gegenüber der Laufrichtung wodurch eine Schrittlverlängerung erreicht wird.

Wesentlich schneller bewegt sich das Krokodil im Stosssprung fort. Diese sonst nur bei Säugetieren beobachtete Sprungart bedingt aber, dass das Axialskelett Bewegungen in vertikaler Richtung zulässt.

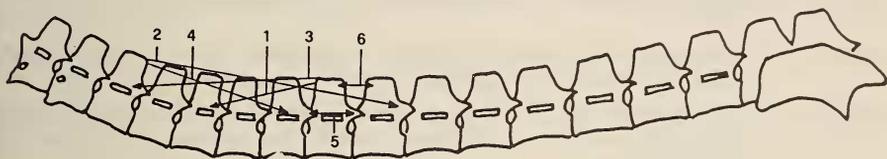


ABB. 8.

Zugrichtung des Transversospinalis-System während der Ventralflexion.

Legende: 1: M. tendino-articularis; 2: M. articulo-spinalis; 3: M. spino-articularis;  
4: M. neuro-spinalis; 5: M. interarticularis; 6: M. interspinalis.

Normalerweise liegt die Hauptbewegungsebene der Wirbelsäule jedoch horizontal. Dem entsprechend ist auch die epaxonalische Muskulatur angelegt. Der *M. iliocostalis* setzt weit lateral an den Rippen an, die als seitliche Hebel dienen (Abb. 7). Die Muskeln des Longissimus-Systems nehmen ihren Ursprung an den Transversalfortsätzen und werden dadurch auch zu seitlichen Flexoren (Abb. 7). Für die ventrale Krümmung, wie sie beim Stosssprung erforderlich ist, sind in erster Linie die Muskeln des Transversospinalis-Systems verantwortlich (Abb. 8.).

Die epaxonalische Muskulatur bewirkt also einerseits eine seitliche Krümmung der Wirbelsäule, und andererseits eine ventrale Biegung. Diese beiden Bewegungen stimmen mit denen überein, die während den beiden beschriebenen Lokomotionsarten auftreten: Beim trottartigen Schritt wird die Brust-Lendenwirbelsäule durch den *M. iliocostalis* und den *M. logissimus* in der Horizontalen abgebogen, während beim Stosssprung die ventrale Biegung hauptsächlich durch die Kontraktion des Transversospinalis-Systems zustande kommt.

Diese unterschiedliche Beanspruchung müsste demnach bei vorwiegender Stosssprung-Fortbewegung, zu einer Verlagerung der Muskulatur zugunsten des Transversospinalis-Systems führen. Genau diese Tendenz ist bei den Säugetieren, die sich oft in einer asymmetrischen Schrittfolge z.B. Galopp fortbewegen, verwirklicht (SLIPJER 1946).

Die starke Anpassung des Axialskelettes und dessen Muskulatur an die Gangarten zeigt, dass die Brust-Lendenwirbelsäule ihre ursprüngliche Funktion als Fortbewegungsorgan, zumindest teilweise beibehalten hat. Dies gilt nicht nur für die Reptilien, sondern mit grosser Wahrscheinlichkeit auch für die Säugetiere.

## LITERATUR

- COTT, H. B. 1961. The Nile Crocodile in Uganda and Northern Rhodesia. *Trans. zool. Soc. Lond.* 29: 211-356.
- CAMBARYAN, P. P. 1974. How Mammals run. *Halsted Press, New York.*
- GASC, J. P. 1977. Morphologie vertébrale et mode de locomotion chez les squamates. *Bull. biol. Fr. Belg.* 111 (1): 29-36.
- GUIBE, J. 1970. Traité de zoologie, Tome XIV, Fasc. Iic, *Masson et Cie., Paris.*
- IHLE, J. E. W. und P. N. VAN KAMPEN, H. F. NIERSTASZ, J. VERSLUYS, 1927. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. *Springer Verlag Berlin.*
- KUMMER, B. 1959. Biomechanik des Säugetierskelettes. *Handb. Zool.* 8: Lfg. 24, de Gruyter, Berlin.
- SLIPIER, E. J. 1946. Comparativ biological-anatomical investigations on the vertebral column and spinal musculatur of mammals. *Verh. K. Akad. Wet.* (ii) 42: 1-128.
- SUKHANOV, V. B. 1974. General System of symmetrical locomotion of terrestrial vertebrales and some features of movement of lower tetrapods. *Amerind Publishing Co. Pvt. Ltd., New Dehli.*
- VALLOIS, V. B. 1922. Les transformations de la musculature de l'épissime chez les vertébrés. *Thèse Fac. Sci. Ser. A, No. 905, ordre 1.722, Université Paris.*
- ZUG, G. R. 1974. Crocodilian galloping, an unique gait for reptiles. *Copeia* 2: 550-552.
-